

## Die weiblichen Genitalorgane von *Lepus europaeus* Pallas<sup>1)</sup>

Aus der „Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der Fortpflanzungsbiologie des Feldhasen.“)

Von Suzanne Bloch und Fritz Strauss.

(Hierzu 24 Abbildungen, Tafel V bis IX.)

### I. Einleitung

In der Schweiz allein wurden vor nicht allzu langer Zeit 50- bis 70 000 Hasen jährlich geschossen (Hediger, 1948), in Deutschland waren es nach Stieve (1952) und Frank (1955) sogar zwischen 2 und 3 Millionen. Seither haben in Deutschland wie in der Schweiz die Hasenbestände stark abgenommen. Die Ursachen dieses Rückganges werden verschieden beurteilt; darauf soll hier nicht näher eingegangen werden. Immerhin sei festgehalten, daß die Abnahme des Hasenbestandes in der Schweiz, gemessen an den Abschusziffern, gegenüber den von Hediger genannten Zahlen etwa 50 % beträgt. So wurden nach der „Statistik über das in der Schweiz erlegte Wild“ (Gasser, 1955, 1956, 1957) 1954 noch 36 707 Feldhasen geschossen, während die entsprechende Zahl für 1955 31 935 und für 1956 30 675 lautet. Ähnlich liegen die Verhältnisse z. B. für das Land Nordrhein-Westfalen. Dort war von 1935 bis 1951 ebenfalls ein Absinken auf ein Drittel des früheren Hasenbestandes festzustellen; seither ist allerdings wieder eine gewisse Erholung eingetreten. Mit verschiedenen Mitteln wird von seiten der zuständigen Behörden wie von der Jägerschaft versucht, diesem Rückgang zu steuern. Dazu ist aber auch eine genaue Kenntnis der Biologie des Feldhasen notwendig, über die bisher recht wenig bekannt ist. So fordern neben dem wissenschaftlichen Interesse an der Biologie einer einheimischen Tierart auch praktische Gesichtspunkte die Erforschung dieses Gebietes.

Die mangelhafte Kenntnis der Hasenbiologie rührt vor allem daher, daß es früher nicht möglich war, den Hasen in Gefangenschaft zu züchten und

---

<sup>1)</sup> Die Untersuchungen wurden ermöglicht durch die großzügige Unterstützung der Fritz Hoffmann-La Roche-Stiftung zur Förderung wissenschaftlicher Arbeitsgemeinschaften in der Schweiz, wofür auch an dieser Stelle herzlichst gedankt sei. Unser Dank gilt ferner: dem Leiter der Abt. Jagd, Fischerei und Naturschutz der Forstdirektion des Kantons Bern, Herrn H. Schaefer, sowie Fräulein Prof. Dr. H. I. Battle, London/Canada, den Herren M. Bosshard, Thalwil, D. Fraguglione, Genf, A. Froideveaux, Müntschemier (BE), Dr. W. Herbrand, Gengenbach/Baden, A. Reinhard, Oberdiessbach (BE), dem Zoologischen Garten Basel und vielen bernischen Wildhütern, die uns alle sehr hilfreich zur Seite standen.

die in der freien Wildbahn gemachten Beobachtungen nur ein sehr lückenhaftes Bild ergaben. Seit die Aufzucht in Gefangenschaft gelingt (Borg, Höglund & Notini, 1952; Hediger; Matthews, 1956; Notini, 1941), konnten schon verschiedene Beobachtungen über die Fortpflanzung des Feldhasen sowie über seine Haltung, Ernährung, Krankheiten und Parasiten gewonnen werden. So konnte erst durch die Möglichkeit der Züchtung die Länge der Tragzeit mit Sicherheit ermittelt werden (Bieger, 1941; 6 Wochen; Borg, Höglund & Notini sowie Notini: 43—44 Tage; Hediger sowie Rieck (1956): 42 Tage). Wir selbst haben bei einer in Gefangenschaft gehaltenen Häsin, an der täglich Vaginalabstriche gemacht wurden, die Tragzeit vom Tage des Auffindens der Spermien im Abstrich bis zum Wurf mit 41 Tagen feststellen können. Doch könnten es, da am Tage vor dem Auffinden der (spärlichen) Spermien kein Abstrich gemacht wurde, auch 42 Tage sein. Aber die Fortpflanzungsbiologie in ihren Zusammenhängen, deren genaue Kenntnis eine wesentliche Voraussetzung für die Verbesserung des Hasenbestandes ist, ist noch sehr wenig untersucht.

Auch die Anatomie und Physiologie der Genitalorgane, über die bisher nur vereinzelte und spärliche Beschreibungen vorliegen, sowie das Phänomen der beim Hasen beobachteten Superfetation bedürfen noch eingehender Untersuchung und Abklärung. Die Arbeitsgemeinschaft zur Erforschung der Fortpflanzungsbiologie des Feldhasen (S. Bloch, Basel; H. Hediger, Zürich; C. Müller und F. Strauss, Bern) hat sich daher die Aufgabe gestellt, die Geschlechtsorgane der Häsin morphologisch zu untersuchen und das Genitalgeschehen bei diesem Tier gerade in Hinblick auf die Superfetation zu verfolgen.

Seit jeher wurden dem Hasen, der, wohl durch sein scheues Wesen und seine auffallende Fluchtgeschwindigkeit, die menschliche Phantasie auf manchen Gebieten angeregt und zur Legendenbildung geführt hat, auch Absonderlichkeiten in der Fortpflanzung zugeschrieben. Hediger hat sicher festgestellt, daß zwei Tragzeiten sich überschneiden können; er hat aber nicht nachgewiesen, daß dieses Phänomen tatsächlich auf Superfetation beruht. Unsere Untersuchungen sollen daher zu ermitteln versuchen, ob diese Überschneidung die Folge einer Überfruchtung oder vielleicht einer Entwicklungsverzögerung einzelner Keime ist. Superfetation wurde für den Feldhasen seit dem Altertum immer wieder beschrieben; meist handelt es sich aber um Einzelbeobachtungen, die einer genauen Kontrolle nicht standhalten und ganz selten um eigene Beobachtungen (Lienhart, 1940). Stieve hat in seinem Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie des Feldhasen einige aufschlußreiche Feststellungen gemacht; sie genügen jedoch für die Klärung des Problems nicht und enthalten z. T. auch nicht bewiesene Angaben.

Als Vorbedingung zum Studium der Superfetation mit ihren besonderen physiologischen Grundlagen mußte vorerst der Genitaltrakt der Häsin mor-

phologisch untersucht und nach Möglichkeit versucht werden, aus den gewonnenen Daten Schlüsse auf das funktionelle Verhalten der Fortpflanzungsorgane zu ziehen. Da unsere Untersuchungen bisher noch keine restlose Klärung des Problemes der Superfetation gebracht haben, scheint es angebracht, in einer ersten Mitteilung die morphologischen Ergebnisse vorzulegen und dabei, soweit möglich, aus dem Zustand der Organe den Ablauf des Genitalgeschehens zu rekonstruieren. Die wenigen in der Literatur vorliegenden Arbeiten werden dabei in der Diskussion mit unseren Ergebnissen verglichen<sup>2)</sup>.

## II. Material und Methode

Die Objekte stammen zum Teil aus unserer, für diesen Zweck angelegten Feldhasenzucht in Bern, größtenteils aber aus der freien Wildbahn, da die Zucht nicht genügend Material lieferte. Unser Untersuchungsgut ist daher nicht vergleichbar mit demjenigen von Laboratoriumstieren, mit denen die heutige Forschung zu arbeiten gewöhnt ist, und auch nicht mit demjenigen von Tierarten, die in beliebiger Zahl und im gewählten Zeitpunkt im Freien gefangen werden können (Ratten, Feldmäuse, Insektenfresser usw.). Es war sehr mühsam, sich von Jägern, Wildhütern und durch Zufallsfunde Tiere zu beschaffen. Besonders erschwerend war die Tatsache, daß der für unsere Untersuchungen wichtigste Zeitabschnitt, die Fortpflanzungsperiode, erklärlicherweise in die Schonzeit des Hasen fällt. Seit Beginn unserer Arbeit im Herbst 1952 ist es uns jedoch gelungen, 80 weibliche Genitalorgane zu beschaffen, von denen bisher 65 histologisch untersucht wurden. Davon wurde eine große Anzahl von Ovarien, Tuben und Uteri in vollständige Schnittserien zerlegt; von den übrigen Objekten wurden Probeschnitte angefertigt. Es war nicht möglich, von sämtlichen dieser sehr großen Objekte Serien herzustellen. Die Präparate wurden je nach Herkunft in 4%igem Formol oder in Bouin'scher Lösung fixiert. Sie wurden über Cyclohexanon in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke beträgt 8  $\mu$  und gefärbt wurde mit Azan bzw. saurem Hämatoxylin (Ehrlich) — Erythrosin.

## III. Befunde

### 1. Makroskopische Befunde

Makroskopisch gleicht der Genitaltrakt der Feldhäs in demjenigen vieler Säuger, namentlich dem der Lagomorphen, Nager und Insektivoren. Der

<sup>2)</sup> Erst während des Druckes der vorliegenden Arbeit konnten wir die lang gesuchte Publikation Chiarugi (1885) einsehen. Sie hat uns durch ihre Genauigkeit und Sorgfalt stark beeindruckt. Chiarugi kam vor mehr als 70 Jahren in bezug auf Bau und Funktion des Hasenovariums praktisch zu den gleichen Schlußfolgerungen wie wir. Er versuchte dabei jedoch mehr die Genese als die Funktion der Luteinzellen zu erläutern, deren Herkunft damals prinzipiell noch umstritten war.

nichttrüchtige Fruchthalter der adulten Häsin imponiert im Vergleich zu dem des etwa gleich großen Kaninchens durch seine erstaunliche Größe (Abb. 1). Man findet ihn somit aus Platzgründen in situ nie in gestrecktem Zustand, sondern er verläuft bogenförmig nach dorso-lateral. Die Ovarien setzen den Bogen fort, so daß der genetisch craniale Pol des Eierstockes caudal liegt (Abb. 3). Das Mesometrium läßt infolge seiner radiculären Befestigungslinie eine Streckung des uterinen Bogens gar nicht zu. In der Jugend ist dieser bogenförmige Verlauf durch eine Schlingelung der Hörner erst angedeutet (Abb. 2). Der Hasenfruchtträger ist wie beim Kaninchen (Froböse, 1932) und Pika (Duke, 1948), den beiden anderen Lagomorphen, ein Uterus duplex; die beiden Hörner münden in die 5—6 cm lange Vagina, an die der etwa 4—5 cm lange Canalis urogenitalis anschließt.

Die Ovarien liegen beidseitig symmetrisch in der Nierengegend. Sie sind im Verhältnis zur Größe des Tieres sehr voluminös: beim juvenilen Tier noch schlank und langgestreckt (Abb. 2), beim adulten Weibchen dick walzenförmig (Abb. 4). Beim ausgewachsenen Tier kann nach unseren Messungen im fixierten Zustand der Längsdurchmesser 33 mm (kleinster gemessener Wert: 18 mm) und der entsprechende Querdurchmesser 17,5 mm (kleinster Wert: 9 mm) betragen. Die Eierstocksoberfläche ist glatt und glänzend. Durch das Keimepithel sieht man die darunterliegenden Follikel als dunklere Punkte durchscheinen (Abb. 4). Valenticic (1956) beschreibt die corpora lutea als makroskopisch sichtbare Höcker auf der Oberfläche des Ovariums. Wir haben solche Höcker nie beobachtet und auf den Schnittbildern die corpora lutea ausschließlich im Innern der Geschlechtsdrüse gefunden. Nur am cranialen Eierstockspol fanden wir bisweilen einen jungen Gelbkörper pilzförmig weit über die Ovaroberfläche hinausquellen. Wahrscheinlich wandert später das junge corpus luteum ins Innere ein (Abb. 5).

Eine bursa ovarica fehlt und so beginnt der Eileiter mit einem Fimbrien-trichter, der über das (topographisch) caudale Ovarende gestülpt und dort mit einer fimbria ovarica fixiert ist. Die an einer reichlichen Mesosalpinx befestigte Tube zieht sich dann nahe des Ansatzes des Mesovariums in leichter und gleichmäßiger Schlingelung der Dorsalseite des Ovariums entlang (Abb. 4). Sie mündet am Ende ihres wellenförmigen Verlaufes mit einem „Tubenventil“ in den Uterus ein (Abb. 6); dieser Übergang liegt der besonderen topographischen Verhältnisse wegen in unmittelbarer Nachbarschaft des cranialen Geschlechtsdrüsenpoles. Die Tubenmündung ragt wie der Stiel in einen Apfel ein kurzes Stück in das craniale Uterusende hinein. Jener intrauterine Tubenabschnitt ist zottenartig aufgesplittert (Abb. 7). So ist die Ausmündung des Oviductes von einem Fimbrienkranz umstellt, der wie beim Goldhamster (Bögli, persönl. Mitteilung; Strauss, 1954) als Einweg-ventil funktioniert.

## 2. Mikroskopische Befunde

### a. Ovarium

Auf dem Schnittbild ist beim adulten Weibchen das Innere des Ovariums homogen ausgefüllt von großen, gleichmäßigen Luteinzellen, die das ganze Organ als ein einziges großes corpus luteum erscheinen lassen (Abb. 8). In dieses Luteingewebe eingebettet finden sich kleinere und größere Follikel verschiedener Reifegrade sowie junge und ältere Gelbkörper, so daß das Luteingewebe das Ovarialstroma vollständig ersetzt. Diese das Innere des Eierstockes ausfüllende Masse von Luteingewebe ist oft eine vollständig homogene Zellmasse, oft auch, namentlich an der Peripherie, durch bindegewebige Septen in einzelne Bezirke aufgeteilt (Abb. 9). Die Luteinzellen sind rundlich oder polyedrisch gegeneinander abgeplattet und haben große, runde Kerne. Zwischen diese Zellen eingestreut finden sich zahlreiche spindelförmige Bindegewebszellen, teils vereinzelt, teils in Strängen angeordnet, sowie dickwandige Blutgefäße und stellenweise auch große Blutsinus. Solche ausgedehnten Blutlakunen liegen auch im Mesovarium sowie in der Mesosalpinx. Ferner finden wir im Ovarium zerstreut einzelne corpora albicantia und atretica verschiedener Rückbildungsstadien.

Das Hasenovarium wird von einer ziemlich dicken Tunica albuginea umhüllt. Zwischen dieser und der luteinisierten Hauptmasse des Eierstockes liegen oberflächlich, teils reihenweise, teils in „Nestern“, die Oocyten und Primärfollikel, darunter folgen die Sekundär- und Tertiärfollikel sowie junge Gelbkörper. Die Follikel aller Reifegrade sind im Verhältnis zur Größe des Eierstockes sehr wenig zahlreich.

Entsprechend dem Zeitpunkt im Genitalablauf enthält das Ovarium im Innern, in Luteingewebe eingebettet, einzelne große Reiffollikel und ältere corpora lutea. Die reifen Follikel sind sehr groß ( $2 \times 4$  mm), die in ihnen enthaltene Eizelle verhältnismäßig klein ( $100 \mu$ ). Ein eigentlicher cumulus oophorus fehlt; die Eizelle ist, wie es Sobotta (1897, 1898) für das Kaninchenovarium beschrieb, von Zellsträngen, die das Antrum radiär durchziehen, in diesem festgehalten und wird von einer sehr regelmäßigen corona radiata umgeben. Multiovuläre Follikel haben wir nicht gefunden.

Wir fanden diese Struktur des Eierstockes bei 38 adulten Weibchen und zwar in jeder Jahreszeit. Die Fixierungsdaten entfallen auf alle Monate des Jahres. Außer den den Zyklusphasen entsprechenden Reifeunterschieden der Follikel und Gelbkörper ändert sich an der Grundstruktur nichts.

Ganz anders sehen die Ovarien der Jungtiere aus. Ihre Rinde ist ganz von Follikeln verschiedener Reifegrade durchsetzt; dazwischen finden sich Stromazellen. Im Eierstock eines fünf Tage alten Tieres (FH 15 Ju) liegen in der oberflächlichen Rindenzone Oogonien noch in Eiballen beisammen.

Diese lösen sich gegen die Tiefe der Rinde hin auf, die Eizellen werden allmählich von Follikel­epithel umhüllt, so daß in der basalen Rindenschicht junge Primärfollikel liegen (Abb. 10, 11). Das dichte Mark des Eierstockes ist sehr zell- und faserreich und besteht aus kleinen, soliden einschichtigen Zellsträngen mit einer deutlichen Bindegewebshülle, die wir nach ihrem Charakter als Urnierenrest deuten. Bei zwei fünf Wochen alten Tieren (FH 1, 2) fanden wir dieselbe Anordnung; nur waren es hier Sekundär- und Tertiärfollikel. In einem dieser Ovarien lag ein großer Tertiärfollikel, dessen Durchmesser die halbe Ovarbreite einnahm. Auch die Tuben dieses jungen Weibchens (FH 2) waren schon oestrisch verändert.

Die Ovarien aller Weibchen, die nach der Größe ihrer Genitalorgane als Junghasen taxiert wurden (FH 4, 15, 17, 18, 19, 32, 42, 43, 44), jedoch bestimmt älter waren als die eben beschriebenen ganz jungen Tiere, waren von Follikeln und corpora lutea verschiedener Größe und Reife völlig durchsetzt. Das Stroma bestand nur noch aus mehr oder weniger starken Bindegewebssepten, die sich dazwischen hindurchzogen (Abb. 12). Die Ovarien der Jungtiere vermitteln den Übergang zwischen den nur Follikel enthaltenden Eierstöcken der ganz jungen Weibchen und den durchluteinisierten Geschlechtsdrüsen der adulten Tiere. Sie sind entweder noch von größeren, z. T. schon tertiären Follikeln und Gelbkörpern durchsetzt oder werden vorwiegend oder sogar schon ausschließlich von corpora lutea eingenommen. Einige dieser Jungtiereierstöcke sind auch schon völlig durchluteinisiert, wobei sich aber die einzelnen Gelbkörper durch radiär verlaufende Septen noch deutlich unterscheiden lassen (Abb. 9). Bei den adulten Weibchen sind sie dagegen zu einer einzigen Luteinzellmasse zusammengefließen. Ofters findet sich auch eine gewisse Abstufung zwischen den beiden Ovarien, indem beim einen die Durchluteinisierung und der Abbau der Septen schon weiter fortgeschritten ist als beim andern.

Da die meisten juvenilen Tiere aus der freien Wildbahn stammen, konnte ihre Klassifizierung als Jungtiere nur aus der Größe der Genitalorgane hergeleitet werden. Diese unterscheidet sich sehr deutlich von derjenigen der adulten Tiere; so erreichen z. B. die Ovarien nur  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  des Volumens der ausgewachsenen Hasen. Nun ist allerdings zu sagen, daß eines dieser Weibchen aus dem Zoologischen Garten Basel ein Jahr alt war und schon zweimal Zwillinge geworfen hatte. Der Genitaltrakt war aber nach Größe und Struktur typisch juvenil. So stellen sich zwei Fragen: 1. bis wann darf ein Weibchen als Jungtier bezeichnet werden? 2. ist die Durchluteinisierung des Ovariums, wie wir sie beim größten Teil unserer Tiere fanden, schon als „beginnende Alterserscheinung“ zu bewerten? Um einen saisonmäßig sich wiederholenden Vorgang kann es sich bei der Durchluteinisierung jedenfalls nicht handeln, da wir homogen luteinisierte Ovarien, wie schon erwähnt, zu jeder Jahreszeit fanden.

Jedenfalls darf angenommen werden, daß beim juvenilen Weibchen die große Zahl von Follikeln, die den Eierstock ausfüllen, durch Atresie zu Gelbkörpern oder besser Pseudogelbkörpern werden. In vielen dieser corpora lutea ist die Eizelle noch sichtbar (Abb. 13). Wir konnten aber auch kleine atretische und nicht-luteinisierte Follikel beobachten, die offenbar wahllos zerstreut im Luteingewebe liegen. Die Pseudogelbkörper verschmelzen schließlich unter Auflösung der bindegewebigen Septen, die Überreste der Theca sind, zu einem einzigen großen corpus luteum. Dieser solitäre Pseudogelbkörper bildet schließlich die Hauptmasse des Ovariums, in welchem dann einzelne Follikel heranreifen und nach der Ovulation zu echten Gelbkörpern werden. Auf diese Weise würde das Luteingewebe, das die Grundmasse der Genitaldrüse bildet, periodisch erneuert. Wir fanden solche corpora lutea vera bei allen sieben bisher untersuchten graviden Weibchen. Sie werden bei ihrer Reifung auffallend groß und breiten sich so aus, daß sie ihrerseits das Ovarium ganz oder beinahe ganz ausfüllen (Abb. 14).

Dieser eigenartige Luteinisierungsmodus, der u. W. bisher bei keinem Säuger in diesem Umfang beobachtet worden ist, führt zur Bildung einer großen Masse von Luteingewebe, das möglicherweise eine inkretorische Funktion zu erfüllen hat. Harz (1883) hat beim Feldhasen die das Ovarium durchziehenden Septen gesehen und beschreibt die von ihnen begrenzten Bezirke als „Segmentalstränge“. Deren Zellen sollen nicht vom Keimepithel, sondern vom Urnierensystem ausgehen, in den Eierstock einwachsen und, wenigstens zeitweise, den Hauptteil desselben ausmachen. Nach Harz sind diese Zellen, obwohl sie den Luteinzellen gleichen, nicht an der Bildung der Follikel oder corpora lutea beteiligt. Er hat nur ein einziges Hasenovarium untersucht und konnte deshalb die Bildung dieser Zellmassen aus den einzelnen corpora lutea nicht verfolgen, wie wir sie — mit einem gewissen Vorbehalt — rekonstruiert haben. Nach Sobotta (1897) bleibt beim Kaninchen die Theca externa beim alten corpus luteum immer bestehen, so daß dieses nicht mit dem Stroma confluiert. Limon (1902) beschreibt für mehrere Nager, Insectivoren und das Kaninchen die Umwandlung der Pseudogelbkörper zu einer „glande interstitielle“, die ein eigentliches Organ bilde, das den Charakter einer endokrinen Drüse mit unbekannter Funktion hat. Es handelt sich nach Limons Beschreibung um Luteinzellen, die in Nestern und Lappen angeordnet sind. Obwohl er für sie den Namen eines Organs und nicht nur eines Gewebes postuliert, handelt es sich nicht um ein so einheitliches, kompaktes und voluminöses Organ, wie es das luteinisierte Hasenovarium darstellt. Nach Stieve enthält der Haseneierstock „eine besonders große Menge von Zwischenzellen, auf deren Entwicklung“ er nicht eingeht. Es geht aus seiner Beschreibung nicht hervor, was er unter Zwischenzellen versteht; er gibt auch keine Abbildungen, möglicherweise meint er damit diese Luteinzellen. Man kann sie in ihrer Gesamtheit

vielleicht als interstitielle Drüse bezeichnen, ohne jedoch damit über ihre Funktion etwas auszusagen. Die Zellen machen den Eindruck aktiven Luteingewebes, wobei aber doch zwischen ihnen und denen der in sie eingebetteten jüngeren corpora lutea ein Unterschied besteht. Die Zellen der letzteren färben sich intensiver, namentlich ihre Kerne (Abb. 15). Über diese „Zwischen-“ oder „interstitiellen“ Zellen der Geschlechtsdrüse ist bisher ganz allgemein recht wenig bekannt, zumal die Befunde von einer Tierart zur anderen oft stark variieren. Im Prinzip handelt es sich um epitheloide und an Lipoideinlagerungen reiche Zellen. Die von der Theca interna atresierender Follikel abstammenden Zwischenzellen finden sich speziell bei vielen Nagern und beim Kaninchen (Hammond, 1925). Während der Trächtigkeit werden sie durch die Wirkung des corpus luteum verum luteinisiert. Dieser Drang zu einer weitergehenden Luteinisierung kann also auch indifferente Bindegewebszellen erfassen, wie Mossman and Judas (1949) für *Erethizon* zeigen konnten. Nach Limon entsteht die „interstitielle Drüse“ durch Follikelatresie, die bei der Ratte wenige Tage nach der Geburt einsetzt und ungefähr bis zum 30. Lebenstag dauert. Dann geht die Atresie verlangsamt während der ganzen Sexualperiode weiter, ähnlich beim Kaninchen (Limon). Follikelatresie vor der Geschlechtsreife und schon während der Embryonalperiode wird für viele Säugetiere wie für den Menschen beschrieben. Aber diese Follikel gehen schon als Primär- und Sekundärfollikel zugrunde, während sie bei den von Limon erwähnten Tierarten und namentlich beim Feldhasen zu großen Tertiärfollikeln heranreifen und nach der Atresie zu Gelbkörpern werden. Bei gewissen Macrosceliden entstehen solche corpora lutea nicht aus atretischen, sondern aus geplatzten Follikeln, deren Eier erst in utero zugrundegehen (Ottow, 1953). Dort wird also auf andere Art aus einer Vielzahl von Follikeln (von 120 ovulierten Eiern kommen nur zwei zur Entwicklung) eine große Masse von Luteingewebe produziert. Bei *Ochotona princeps* fand Duke (1952), daß vor der Geschlechtsreife das Ovarialstroma größtenteils aus epitheloiden, „interstitiellen“ Zellen besteht. Sie unterscheiden sich aber in Größe, Lipidgehalt und wahrscheinlich auch ihrer Herkunft nach von den entsprechenden Elementen des Kaninchens. Im adulten Pika-Ovarium fehlen solche Zellen vollständig; das Bindegewebe besteht ausschließlich aus Fibrocyten.

Wir fanden Ovarien (FH 10), in denen ein corpus luteum förmlich in ein anderes eingeschachtelt ist (Abb. 16). Ob dies mit einer direkt auf den Wurf folgenden Trächtigkeit oder mit der Überschneidung der Tragzeiten oder lediglich mit einer gewissen räumlichen Enge für mehrere dieser großen corpora lutea zusammenhängt, läßt sich bisher aus unserem Material nicht ermitteln. Jedenfalls erfolgt die Bildung eines frischen Gelbkörpers in diesen Fällen in einem bereits bestehenden oder in unmittelbarer Nähe eines solchen zu einem Zeitpunkt, in dem das erste corpus luteum histologisch noch aktiv



und verhältnismäßig jung erscheint. Die Einschachtelung verschieden alter Gelbkörper ergibt sich aus der topographischen Situation der Follikel im Haseneierstock.

#### b. Tube

Am Eileiter ist im mikroskopischen Bild zumindest die charakteristische Zweiteilung in Ampulle und Isthmus deutlich. Die Epithelauskleidung läßt gegenüber anderen Säugetieren keine Besonderheiten erkennen. Je nach der Zyklusphase dürfte das Verhältnis der Flimmer- und sezernierenden Zellen, deren Zahl in einzelnen Präparaten stark vermehrt scheint, variieren. Eine genaue Zykluszuordnung ist bei unserem Material seiner Herkunft wegen leider nicht möglich. Immerhin fällt auf, daß im Januar das Tubenepithel durchwegs einschichtig ist, vorwiegend Flimmerzellen und nur wenig sezernierende Elemente enthält. An der Epithelbasis macht sich ein gewisser Zellnachschiebung bemerkbar, während an der lumenseitigen Oberfläche einzelne Zellen aus dem Verband auszurücken scheinen. Das Material vom Februar und März bietet ein etwas anderes Bild, das jedoch funktionell an die Erscheinungen des Vormonats anschließt. Bei einem Tier (FH 5) ist das dichte Tubenepithel hochprismatisch und an einzelnen Stellen einschichtig, an anderen zweistufig. In anderen Fällen jedoch ist das hohe, dichtstehende Epithel des gesamten Eileiters zweistufig und enthält sowohl Flimmer- als sezernierende Zellen. Sie sind in der Ampulle besonders reichlich und an ihnen fällt ein apikaler Cytoplasmasaum auf, der sich öfters zu Sekretkuppen vorwölbt (Abb. 17). Im ampullären Abschnitt sind aus dem Epithelverband austretende Zellen zu sehen. Nach unseren Präparaten zu urteilen, tritt im Laufe des Sommers nur eine leichte Änderung im Erscheinungsbild des Tubenepithels auf. Während wir im Frühling ein zweistufiges Epithel fanden, zeigen die Objekte aus den Sommermonaten ein einschichtiges, hochprismatisches Epithel. Dabei enthalten die Fimbrien neben ihren dichtstehenden Flimmerzellen nur sehr wenig sezernierende Zellen, in der Ampulle sind etwa gleich viel Flimmer- wie sezernierende Elemente vorhanden und im Isthmus überwiegt die Sekretion. Im Spätherbst gehen diese Erscheinungen der Aktivität offenbar noch weiter zurück, denn im Epithel sind in allen Abschnitten nur noch wenig sezernierende Zellen zu beobachten, wobei noch viele Zellen auffallen, die aus dem Verband ausgestoßen werden.

Im Verhältnis zur Zahl der untersuchten Genitalorgane fanden wir nur wenig Keime und größere Früchte, was im Hinblick auf die Schonzeit erklärlich ist. So fanden wir im Ovidukt dreimal ungefurchte Eier sowie bei einem Tier (FH 21) zwei degenerierte Eizellen und eine Morula; dreizehn Uteri enthielten Embryonen (siebenmal ein- bzw. sechsmal beidseitig). Die Tubeneier und die Morula (Abb. 18) sind wie die jungen

Kaninchenkeime von einer dicken Eiweißhülle umgeben (Hammond, 1955). Die im Vergleich zu anderen Säugern beim Feldhasen während der Brunftphase beobachtete, auffällige Vermehrung der sezernierenden Zellen der Tubenschleimhaut ist wie bei *Oryctolagus* (Hammond, 1955) mit dieser Hülle in Zusammenhang zu bringen. Wie lange sich die Keime im Ovidukt aufhalten und wann die Implantation beginnt, können wir nicht sagen. Immerhin möchten wir festhalten, daß wir in einem Falle (FH 37) eine Blastocyste noch in der Tube fanden. Dieser Befund scheint uns deshalb bemerkenswert, weil nach Courrier (1945) bei den meisten untersuchten Säugern (Beuteltieren, Nagern, Ungulaten und *Macacus rhesus*) der Keim im Morulastadium in den Uterus eintreten soll.

### c. Uterus

Bereits der juvenile Fruchttträger ist durch die Art seiner Befestigung leicht geschlängelt, jedoch noch schlank und dünn (Abb. 2). Im histologischen Bild sind beide Muskelschichten, die uteruseigene wie die peritoneale, gleichmäßig dicht, wobei die Peritonealmuskulatur meist schwächer ausgebildet ist als der Eigenmuskel (Abb. 19). Die Uteruslichtung ist eng und häufig kreuzförmig mit dem vertikalen Balken in meso-antimesometraler Richtung (Abb. 20). Das Hauptlumen verläuft ziemlich gerade in der Uteruslängsachse. Das Endometrium ist niedrig, zu allen Jahreszeiten dicht und zeigt einen gleichmäßigen Aufbau, in dem sich die Gefäße deutlich hervorheben. Die Schleimhaut weist entsprechend dem kreuzförmigen Lumen meist vier gut gegeneinander abgesetzte Mucosaleisten auf, die kleinere, an den Enden der Kreuzschenkel liegende Schleimhautleisten zwischen sich fassen. Sie entsprechen den vom Kaninchenuterus her bekannten sechs Längswülsten. Das einschichtige Oberflächenepithel ist kubisch bis niedrig-prismatisch wie das Epithel der Uterindrüsen, die selbst nur in geringer Zahl oder überhaupt erst als Anlagen vorhanden sind (Abb. 21).

Offenbar durch die erste Trächtigkeit verursacht ändert sich das eben geschilderte Bild. Dabei verliert in erster Linie die Uteruslichtung ihre charakteristische Kreuzform. Das Lumen wird weiter und die großen Längswülste werden in sich noch gefeldert. Während des Spätherbstes im Dioestrus ist das Endometrium dicht, relativ faserreich und niedrig. Das Oberflächen- wie das Drüsenepithel sind in dieser Zeit ebenfalls dicht und ihre prismatischen Zellen gleichmäßig angeordnet. Die Drüsen selbst fallen nicht besonders auf und erreichen nur ausnahmsweise die Schleimhautbasis (Abb. 22).

Da je nach den Witterungsverhältnissen die Brunft beim Feldhasen schon früh im Jahr einsetzt, mag es nicht überraschen, bereits im Februar einen Fruchttträger zu finden, der ein völlig verändertes Bild zeigt. Auch

das Lumen der nichtträchtigen Gebärmutter ist jetzt weit, eher grob sternförmig und das Endometrium, je nach Größe der Lichtung sowie im Vergleich zu den dioestrischen Befunden, etwas aufgelockert. Die Schleimhautleisten sind noch gut erkennbar. Sie bestehen aus einem bindegewebigen und gefäßhaltigen Kern, dem der Epithelüberzug aufsitzt. Die Blutkapillaren sind gut gefüllt und die in ihren basalen Abschnitten meist etwas erweiterten Uterindrüsen ersetzen oft schon die ganze Zona functionalis (Abb. 23). Infolge der zunehmenden Uterusaufweitung ist das Endometrium in einzelnen Fällen niedrig geworden. Die Befunde an den sechs adulten Februartieren sind begrifflicherweise nicht einheitlich; es lassen sich aber an ihnen, nach Art eines Filmes, die einzelnen Phasen der uterinen Entfaltung des Prooestrus und des Oestrus recht gut verfolgen.

Der Vorgang der Auflockerung ergreift auch das Myometrium, dessen beide Schichten sich durch die Blutfüllung der Gefäße in der zwischen geschalteten Zona vascularis leicht gegeneinander abgrenzen lassen. Dabei sind an der uteruseigenen Muskulatur, abgesehen von der Lockerung des

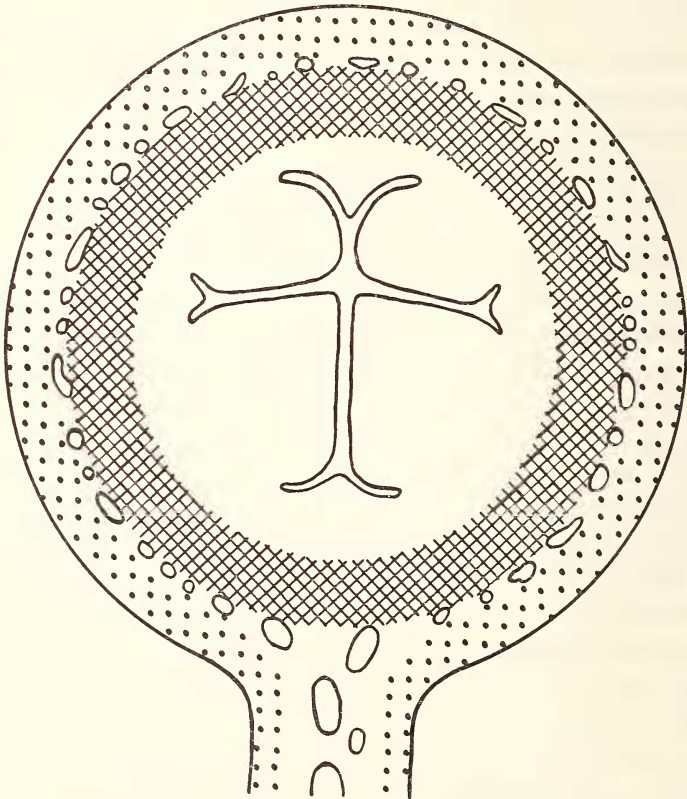


Abb. 20: Schema des Feldhasen — Fruchthalters.

Gefüges, keine Besonderheiten zu erwähnen, während bei vielen Tieren an der längsverlaufenden Peritonealmuskulatur eine sehr starke, von Fall zu Fall variierende Wulstbildung auffällt (Abb. 24). Diese ist schon äußerlich gut sichtbar (Abb. 1). Wir glauben, daß diese Rippung mit der Trächtigkeit zu tun hat, denn am juvenilen Fruchthalter ist sie noch nicht zu beobachten (Abb. 2). Sie dürfte sich unter dem Einfluß der wiederholten Schwangerschaften verstärken. Es handelt sich wohl um eine jeweils durch die Graviditäten bewirkte Hyperplasie und -trophie der peritonealen Muskulatur, deren Mächtigkeit oft die der uteruseigenen übertrifft.

Mit dieser Darstellung ist schon kurz der oestrische Uterus geschildert. In der weiteren Entwicklung sind keine wesentlichen Veränderungen mehr zu erkennen, wenngleich es im Laufe der nächsten Zeit noch zu einer gewissen Verstärkung der Symptome kommt. Die Lockerung der Mucosa nimmt vor allem in der Zona basalis noch zu, wodurch sich ihre Gefäße deutlicher herausheben. Dieser Prozeß ergreift aber das Endometrium eines Querschnittes nicht gleichmäßig, sondern die beiden mesometralen Längswülste (zukünftige Placentarwülste!) werden bedeutend stärker als die ortho- und antimesometralen Leisten aufgelockert. Die Drüsen in den Placentarwülsten bleiben auch auf eine schmale Randzone beschränkt, während sie sich bei den übrigen Leisten unter Spiralisierung und Erweiterung ihrer peripheren Abschnitte, bis an die Schleimhautbasis ausdehnen. Oberflächen- und Drüsenepithel weisen keine Besonderheiten auf.

An vier Fruchträgern (FH 8, 20, 21, 23), die ein bis drei Tage nach dem Absetzen fixiert wurden, haben wir die ehemaligen Placentarstellen mit den übrigen uterinen Abschnitten verglichen. Zu dieser Zeit sind im Bereich der ehemaligen Fruchtkammer das noch locker angeordnete, mesometrale Endometrium, in welchem sich nur basal einige Drüsenreste finden, kissenartig aufgequollen und seine Bindegewebszellen noch deutlich decidual. Über diesem lockeren, von weiten Blutsinus durchsetzten Deciduakissen liegt eine nach ihrem Aufbau geweblich nicht definierbare Masse, die vielleicht der Überrest der oberen Deciduaschicht der Placenta sein könnte (Strauss, 1957). Das bedeckende Epithel ist bereits wieder ersetzt, allerdings noch niedrig-kubisch bis flach. Auch antimesometral bietet es den gleichen Aspekt, während hier die Mucosa niedrig und relativ dicht ist. Im Gebiet der (orthomesometralen) Periplacentarwülste ist die lockere und drüsenhaltige Schleimhaut höher als antimesometral, aber lange nicht so hoch wie mesometral. Subepithelial finden sich verstreut in der antimesometralen Hälfte kleinere Schleimhautkissen aus Riesenzellen, wie sie für die Kaninchen- (Minot, 1889) und Hasenplacenta (Strauss, 1957) typisch sind. Die uteruseigene Muskulatur ist mesometral stark ausgezogen, während sie auf der antimesometralen Seite, etwa von der Höhe der Periplacenta an, wieder dichter und höher wird. Die dem Peritoneum entstammende Muskel-

lage ist auf der ganzen Zirkumferenz eher als locker zu bezeichnen und die für den nichtträchtigen Uterus beschriebene Rippenbildung fast ausgeglichen. Außerhalb der Fruchtkammer werden diese Wülste schnell wieder sichtbar und das Muskelgefüge wieder dichter. Die uterine Muskulatur bleibt dagegen mesometral auf längere Strecken dünn und ausgezogen, während sie auf der Gegenseite ein dichtes und entsprechendes hohes Gefüge zeigt. Die Schleimhaut ist in allen Sektoren ungefähr gleichartig strukturiert, wenngleich auch die mesometralen Wülste etwas lockerer sind als die anderen Mucosaleisten. Das meist prismatische Oberflächenepithel ist einschichtig bis zweistufig, hat große Kerne und enthält wie das Drüsenepithel einzelne Mitosen. Wie die weitere Rückbildung der puerperalen Veränderungen erfolgt, entzieht sich noch unserer Kenntnis.

Trotzdem wir aus allen Monaten eines Jahres Material besitzen, können wir kein lückenloses Bild des jährlichen Ablaufes der uterinen Veränderungen entwerfen. Immerhin glauben wir sagen zu können, daß es am Feldhasen-Uterus schon gelegentlich im August zu einem gewissen Rückgang der Schleimhauthöhe kommt. Dabei erreicht zwar diese Regression nicht die während der winterlichen Ruheperiode beobachteten Außmaße. Die an den vier in Betracht kommenden Uteri (FH 51, 52, 54, 57) erhobenen Befunde ergaben alle ein enges, mehr oder weniger sternförmiges Lumen bei einem auffällig dichten und nicht sehr hohen Endometrium. Auch die beiden Muskelschichten, von denen die äußere in der bekannten Weise gerippt ist, zeigen eine dichte Struktur. Bei einem Tier (FH 55) ist allerdings die Schleimhaut, die zahlreiche Drüsen und viele Gefäße enthält, noch hoch und entsprechend locker. Die gleichen Feststellungen konnten wir an zwei im September erhaltenen Objekten (FH 56, 57) machen, deren hohe und lockere, von Uterindrüsen durchsetzte Mucosa durchaus oestrisch aussieht. Zur gleichen Zeit werden in der freien Wildbahn gelegentlich auch noch trächtige Häsinnen beobachtet (der bisher letzte, uns eingesandte gravide Uterus stammt vom 22. IX.), so daß die im ersten Augenblick sich scheinbar widersprechenden Erhebungen keineswegs überraschen können. Bei diesen im Spätsommer auftretenden Rückbildungserscheinungen kann es sich um die ersten dioestrischen Symptome handeln, die durch unzeitgemäße kühle Witterung ausgelöst wurden.

Im Oktober (FH 40, 41) dürfte sich dann doch die allmähliche Rückbildung auf den winterlichen Dioestrus abzeichnen: das Endometrium ist im Vergleich zu den Septemberpräparaten niedriger und mitteldicht; die Ausdehnung der Drüsen ist zurückgegangen. Während des November (FH 3, 26, 27, 28) und Dezember (FH 4, 30, 31) schreitet die Regression weiter fort, denn die Uterusschleimhaut verdichtet sich weiter, ohne jedoch das Bild des (juvenilen) anoestrischen Zustandes zu bieten. Dabei hebt sich die Faserstruktur des Endometriums etwas heraus, während die Drüsen, obwohl

sie sich gelegentlich bis an die Schleimhautbasis verfolgen lassen, in der Gesamterscheinung zurücktreten. Die beiden Muskelschichten verharren beim Adulttier im Dioestrus ebenfalls nur in einem mitteldichten Zustand.

Aus diesen morphologischen Befunden am Genitaltrakt lassen sich mit gewissen Vorbehalten der jahreszeitliche Ablauf des Genitalgeschehens beim Feldhasen sowie die im Leben des Individuums sich abspielenden Veränderungen der weiblichen Geschlechtsorgane rekonstruieren. Wir hoffen durch weitere Vermehrung unseres Materiales und durch Beobachtungen am lebenden Tier die Schlußfolgerungen noch ausbauen zu können.

#### IV. Zusammenfassung

Es wird eine makro- und mikroskopische Beschreibung der inneren Geschlechtsorgane des weiblichen Feldhasen (*Lepus europaeus Pallas*) vorgelegt.

Auf Grund der jahreszeitlich und im Lebensablauf der Häsinn sich abspielenden Organveränderungen wird eine Rekonstruktion des Genitalzyklus versucht.

Die aus atretischen Follikeln im voluminösen Ovarium sich bildenden Pseudogelbkörper konfluieren unter Einbezug der Theca externa und der Stromazellen zu einem einzigen großen corpus luteum. Dieser solitäre Gelbkörper füllt den ganzen Eierstock mit Luteingewebe aus, reife Follikel und neu entstehende Gelbkörper sind in das Luteingewebe eingebettet. Durch die nach einem Follikelsprung rasch anwachsenden corpora lutea vera wird dieses Luteingewebe periodisch erneuert. Wir kennen seine Potenzen noch nicht. Möglicherweise übt es eine endokrine Funktion aus, die für die Besonderheiten in der Fortpflanzungsbiologie des Feldhasen mitverantwortlich ist.

#### Literatur

- Bieger, W. (1941): Handbuch der deutschen Jagd, Bd. 1. — P. Parey, Berlin.
- Borg, K., Höglund, N., och Notini, G. (1952): Nytt om haren. — Svenska Jägareförbundet Meddelande Nr. 17, 1—90.
- Chiarugi, G. (1885): Ricerche sulla struttura dell'ovaia della Lepre (*Lepus timidus* Linn.). — Tip. all'Insegna dell'Ancora, Siena.
- Courrier, R. (1945): Endocrinologie de la gestation. — Masson & Cie., Paris.
- Duke, K. L. (1951): The external genitalia of the pika, *Ochotona princeps*. — J. Mammal. 32, 169—173.
- (1952): Ovarian histology of *Ochotona princeps*, the Rocky Mountain pika. — Anat. Rec. 112, 737—760.
- Frank, H. (1955): Niederwildstrecken in Deutschland. In „Jagd und Hege in aller Welt“: p. 230—232; Bonn: Deutsch. Jagdschutzverband E.V.
- Froböse, H. (1932): Beiträge zur mikroskopischen Anatomie des Kaninchenuterus. II. & III. Teil. — Z. mikr.-anat. Forsch. 30, 295—406.

- Gasser, A. (1955—1957): 40.—42. Jahresbericht Schweiz. Jägerverband. — A. Kühne, Kaltbrunn.
- Hammond, J. (1925): Reproduction in the rabbit. — Oliver and Boyd, Edinburgh & London.
- (1955): Hormones in fertility. — NAAS Quart. Rev. No. 30.
- Hediger, H. (1948): Die Zucht des Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas) in Gefangenschaft. — Physiol. Comp. Oecol. 1, 46—62.
- Lienhart, R. (1940): A propos de la durée de la gestation chez le lièvre. — C. r. Soc. Biol. 133, 133—135.
- Limon, M. (1902): Etude histologique et histogénétique de la glande interstitielle de l'ovaire. — Arch. anat. micr. 5, 155—190.
- Matthews, L. H. (1956): Breeding hares in captivity. — Proc. Zool. Soc. London 126, 161—163.
- Minot, Ch. S. (1889): Uterus and Embryo. — J. Morph. 2, 341—379.
- Mossman, H. W., and Judas I. (1949): Accessory corpora lutea, lutein cell origin, and the ovarian cycle in the Canadian porcupine. — Am. J. Anat. 85, 1—40.
- Notini, G. (1942): Om harens biologi. — Svenska Jägareförbundet Meddelande Nr. 4: 1—76, 1941.
- Ottow, B. (1953): Sondervorgänge in der Fortpflanzungsbiologie der Säugetiere. — Säugetierk. Mitt. 1, 154—162.
- Rieck, W. (1956): Untersuchungen über die Vermehrung des Feldhasen. — Z. Jagdwissenschaft. 2, 49—90.
- Sobotta, J. (1897): Über die Bildung des Corpus luteum beim Kaninchen ... — Anat. Hefte 8, 469—521.
- (1898): Über die Entstehung des Corpus luteum der Säugetiere. — Erg. Anat. 8, 923—950.
- Valentincic, S. I. (1956): Resultate zweijähriger Beobachtungen und Studien über den idealen Zuwachs beim Feldhasen auf der Insel „Biserni otok“. — Z. Jagdwissenschaft. 2, 152—160.
- Stieve, H. (1952): Zur Fortpflanzungsbiologie des europäischen Feldhasen (*Lepus europaeus* Pallas). — Zool. Anz. 148, 101—114.
- Strauss, F. (1954): Das tubo-uterine Ventil. — Acta Anat. 22, 376.
- (1957): Die Placenta des Feldhasen. — Acta Anat. 30, 815—826.

Anschrift der Verfasser:

Dr. Suzanne Bloch, Steinenring 19, Basel/Schweiz; Prof. Dr. F. Strauss, Bühlerstraße 26, Bern/Schweiz.